

Diversidade morfológica dos órgãos copulatórios dos vertebrados: uma revisão

Aldo Fonseca de Souza¹, Simone Gavilan Almeida Leandro da Costa², Danielle Barbosa Moraes³, Wagner Franco Molina⁴

1. Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Mestrando pela Pós-graduação em Biologia Estrutural e Funcional, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil. E-mail: aldo_souza.f@hotmail.com

2. Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Doutorado em Psicobiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Professora adjunta II de Histologia e Embriologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil. E-mail: simonealmeida Leandro@gmail.com

3. Graduação em Ciências Biológicas, Centro Universitário do Leste de Minas Gerais. Doutorado em Biologia Celular e Estrutural, Universidade Federal de Viçosa. Professora adjunta I de Embriologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil. E-mail: danibmoraes@yahoo.com.br

4. Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Doutorado em Genética e Evolução, Universidade Federal de São Carlos. Professor Associado III de Genética e Evolução, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil. E-mail: molinawf@yahoo.com.br

RESUMO: Estudos de morfologia comparativa e não comparativa do sistema reprodutor de vertebrados têm dado ênfase aos aspectos morfofuncionais das gônadas ou demais estruturas da genitália interna, principalmente de fêmeas. No entanto, poucos estudos discorrem acerca das modificações e adaptações morfológicas dos órgãos copulatórios masculinos, cuja principal função é a transferência e o direcionamento do esperma através do trato reprodutor feminino. Assim, a presente revisão sistematiza e compara aspectos morfológicos dos órgãos copulatórios, com foco especial nos vertebrados, bem como associa estas estruturas sob uma perspectiva filogenética, e quando possível destaca as principais estratégias reprodutivas masculinas com vistas ao sucesso reprodutivo.

Palavras-chave: reprodução, morfologia comparativa, cópula, seleção sexual.

Morphological diversity of vertebrate copulatory organs: a review

ABSTRACT: Studies of comparative and non comparative morphology of the reproductive system of vertebrates emphasize the morphofunctional aspects of the gonads or other organs of internal genitalia, mainly in females. However, few studies deal about the morphological adaptations and modifications of the male copulatory organ, whose main function is transfer and direct the sperm through the female reproductive tract. Thus, this review systematizes and compares morphology of copulatory organs, with special focus on vertebrates, as well as associates these structures under a phylogenetic perspective, and where possible highlights mainly male reproductive strategies with a view to reproductive success.

Keywords: reproduction, comparative morphology, copulation, sexual selection.

1. Introdução

Do ponto de vista biológico a reprodução constitui um processo essencial à vida, uma vez que é por meio dela que as características fenotípicas e genotípicas são transmitidas aos descendentes, garantindo assim a perpetuação da espécie. Tal processo pode ser subdividido em dois tipos: a reprodução sexuada, onde há o compartilhamento de material genético entre os indivíduos, e a reprodução assexuada, onde não há recombinação de material genético. Na primeira, há considerável variabilidade genética, o que confere aos indivíduos originados expressarem um grande espectro de características distintas, possibilitando a um casal, por exemplo, ter filhos fenotipicamente diferentes (FONSECA, 1999). Na segunda, o organismo produz um clone de si mesmo. A prole gerada assexuadamente é geneticamente idêntica entre si e a seus progenitores (SADAVA et al., 2009). As três formas mais comuns encontrada nos animais com este tipo de reprodução são brotamento (também conhecido como gemulação ou gemiparidade); regeneração e partenogênese (SADAVA et al., 2009).

Organismos mais complexos apresentam

especializações, adaptações e peculiaridades nos aspectos morfológicos e funcionais, sobretudo no tocante ao processo da reprodução. De maneira geral, estudos do aparelho reprodutor têm dado maior ênfase aos aspectos morfofuncionais das gônadas ou demais órgãos relacionados à reprodução, principalmente das fêmeas (RODRIGUES et al., 2005; CERIANI; WYNEKEN, 2008; ŚWIĄTEK et al., 2012; KUBRAKIEWICZ et al., 2012; MAYOR et al., 2013). Por outro lado, análises do sistema reprodutor de machos têm focado predominantemente em aspectos citohistológicos, abrangendo, sobretudo aspectos da espermatogênese (CRUZ-LANDIM et al., 2003; FERREIRA; DOLDER, 2003; COSTA et al., 2004; COSTA et al., 2006; WAHAB et al., 2010; PEIXOTO et al., 2012; MORAIS et al., 2014).

Análises da diversidade dos sistemas reprodutivos são relevantes para a compreensão dos aspectos adaptativos e evolutivos envolvidos na sua diferenciação. No entanto, as relações entre aspectos morfológicos da genitália externa do sistema reprodutor masculino, atrelado às diferentes estratégias reprodutivas, são relativamente pouco conhecidas. Dimorfismo sexual na genitália externa têm

evoluído em praticamente todos os grupos animais, como insetos, peixes, anfíbios, aves, répteis e mamíferos (RODRIGUEZ et al., 2011; YAMADA et al., 2006). Dentro destes grupos é identificada uma grande diversidade de formas anatômicas, particularmente no pênis (RODRIGUEZ et al., 2011; SIMMONS; JONES, 2007; WILLIAMS-ASHMAN, 1990).

Visando contribuir para uma compreensão mais ampla da diversidade morfológica dos aparelhos reprodutores em vertebrados, aqui são revisados aspectos da diferenciação morfológica dos órgãos copulatórios em diferentes grupos. Acessoriamente, os dados permitem estabelecer um elo entre morfologia e filogenia, destacando estratégias reprodutivas masculinas já documentadas, tendo em vista que o sucesso reprodutivo depende, dentre outros fatores, de mecanismos morfológicos eficazes, porém distintos, em espécies distintas.

Aspectos morfológicos dos órgãos copulatórios de invertebrados

Os órgãos copulatórios masculinos são órgãos sexuais acessórios que exercem importante função na transmissão e direcionamento dos gametas para o sistema reprodutor feminino, compreendendo uma adaptação normalmente observada em organismos que necessitam de fertilização interna (PORTO et al., 2013), tendo surgido várias vezes num certo número de linhagens de vertebrados e invertebrados (PORTO et al., 2013; KELLY, 2002). O termo aqui empregado como órgãos sexuais acessórios diz respeito a todos os componentes anatômicos adicionais, ou secundários, do sistema reprodutivo dos animais, enquanto que as gônadas constituem os órgãos sexuais primários (SADAVA et al., 2009).

Aparentemente, há um menor conhecimento da diversidade estrutural dos órgãos copulatórios dos vertebrados, quando comparado aos invertebrados. Paralelamente, nem sempre a competição entre machos para o acesso às fêmeas ocorre apenas de forma evidente, como lutas ou confrontos ritualizados, em alguns casos isso se dá por outras formas menos visíveis (KREBS; DAVIES, 1996) cujo conhecimento dos órgãos copulatórios dos vertebrados são de extrema importância para sua compreensão.

Os órgãos copulatórios dos invertebrados são particularmente ricos em modificações, como encontrado em cefalópodes (THOMPSON; VOIGHT, 2003; MARIAN, 2011; SABIROV et al., 2012), aracnídeos (MICHALIK; RAMÍREZ, 2014) e em diversas ordens de insetos (YASSIN; ORGOGOZO, 2013; OKUZAKI; SOTA, 2014; DALLAI et al., 2014). É bem provável que esta gama de apomorfias e sinapomorfias do sistema reprodutor dos machos esteja atrelada à enorme diversidade existente neste grupo, que é constituída, sobretudo, por insetos.

Os machos competem pela fertilização tentando assegurar que o esperma de outro macho, previamente

depositado no sistema reprodutor de uma fêmea, não seja usado (KREBS; DAVIES, 1996; PARKER, 1970), o que também acontece em alguns grupos de mamíferos (GOMENDIO et al., 1998). Normalmente, esse fenômeno é conhecido como competição espermática. Este processo pode ser maximizado quando as fêmeas acasalam várias vezes antes que os ovos sejam fertilizados. Os espermatozoides, uma vez inseminados, são armazenados pela fêmea na espermateca podendo permanecer viáveis por um longo período de tempo, ou podem ser utilizados de forma econômica, sem desperdícios (PARKER, 1970). Esta condição pode resultar em forte seleção intra-sexual, o que inevitavelmente trará consigo adaptações reprodutivas nos machos para minimizar a competição espermática.

Como exemplo de modificações em órgãos copulatórios dos insetos, o pênis do macho da libélula *Orthetrum cancellatum*, está equipado com um flagelo farpado que é usado para raspar o esperma deixado por outros machos antes de injetar o seu próprio na espermateca da fêmea (KREBS; DAVIES, 1996). Em outra espécie, *Crocethemis erythraea*, os machos usam um pênis inflável com um apêndice em forma de corno para empurrar o esperma de seus competidores para as extremidades da espermateca (WAAGE, 1979; KREBS; DAVIES, 1996).

De maneira interessante, o comprimento do órgão foi correlacionado positivamente com o número de ovos chocados, porém sem uma diferença significativamente estatística. Assim, tendo em vista que o comprimento do órgão acessório de *H. pallitarsis* correlacionou-se com a fecundidade, é provável que esta estrutura tenha evoluído sob seleção sexual para adquirir presentes nupciais dos machos (GWYNNE, 2005).

Os efeitos de seleção sexual via competição espermática, na evolução da fisiologia e comportamento reprodutivos, são bem mais compreendidos em invertebrados (especialmente em insetos) do que em outros animais, como é o caso dos mamíferos (DIXSON; ANDERSON, 2004). Assim, uma vez que mudanças na fisiologia e comportamento tendem andar paralelo com mudanças na morfologia, compreender tais modificações nos órgãos copulatórios dos vertebrados é estabelecer um elo entre estrutura e sucesso reprodutivo e contribuir preenchendo uma das lacunas na evolução do comportamento reprodutivo dos vertebrados.

Órgãos copulatórios dos vertebrados: A tríade morfologia - filogenia - sucesso reprodutivo

Peixes

De modo geral, não são todos os vertebrados que apresentam órgãos copulatórios. Pode-se notar esta restrição entre os peixes, que apesar de ser a classe de vertebrados mais diversa, com cerca de 24 mil espécies (NELSON, 2006), apresenta poucas famílias com órgãos copulatórios. Um exemplo disto refere-se ao

órgão copulatório do teleósteo *Poecilia reticulata* que, constitui-se, na verdade, de uma modificação da nadadeira anal chamada gonopódio (OGINO et al., 2004). Esta estrutura é grande, rígida e móvel, e possui como função, conduzir o esperma através de um sulco, quando inserido no trato reprodutor feminino. O gonopódio pode também ser observado em peixes goodeídeos, como *Xenotoca eiseni* e, uma vez que, o desenvolvimento dos órgãos copulatórios envolve comumente o processo de organogênese dependente de andrógenos, essa estrutura tem sido objeto de estudo para a compreensão dos mecanismos da expressão de características sexuais secundárias em vertebrados (OGINO et al., 2004).

Alguns peixes cotídeos, em vez de possuírem gonopódio, possuem uma papila genital aumentada que funciona como pênis (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

Do ponto de vista evolutivo, a viviparidade envolveu a aquisição de fertilização interna, seguido pela retenção do desenvolvimento dos embriões por parte do sexo feminino até que estejam prontos para a liberação (FISHELSON, 2006).

Além disso, a transição para a viviparidade em peixes necessitou de grandes mudanças no comportamento e morfologia tanto do trato reprodutor masculino e feminino. Nos machos isto foi inicialmente ligado ao desenvolvimento de órgãos que permitem a transmissão de esperma a partir de seu gonóporo até o gonóporo e ducto ovariano da fêmea receptiva, embora em alguns peixes isto ocorra sem a presença de órgãos copulatórios especiais (PECIO; RAFINSKI, 1999; WOURMS, 1994).

Estudos sobre a morfologia e citologia dos órgãos de transmissão espermática em 14 espécies de peixes vivíparos da família Clinidae revelaram que a forma e dimensões dos órgãos diferem entre as várias espécies estudadas. Nestas espécies, são compostos por uma ampola intra-abdominal, onde os canais deferentes e a bexiga urinária se ancoram, e externamente por uma papila intromitente saliente utilizada para a inseminação. A forma dessa ampola também difere entre as espécies. A presença da papila nas regiões apicais do órgão intromitente, em conjunto com a diferença nas formas do órgão, provavelmente ajuda a prevenir a cópula interespecífica (FISHELSON et al., 2006).

Outras adaptações exclusivas foram identificadas em uma nova espécie de peixe que possui o órgão copulatório na região anterior do corpo, próxima à cabeça. Este achado diz respeito ao mais novo membro da família Phallostethidae, *Phallostethus cuulong*, compreendendo o terceiro registro dentro do gênero *Phallostethus*. O ânus, as aberturas urogenitais e a papila seminal são anteriores e ventrais à base da nadadeira peitoral (SHIBUKAWA et al., 2012).

Em todos os elasmobrânquios e holocéfalos, a presença de dois órgãos alongados e cônicos

representa uma novidade evolutiva para o grupo. Conhecidos como cláspes, essas estruturas longitudinais auxiliam o macho na cópula, direcionando o sêmen para a cloaca da fêmea. Os machos utilizam um ou ambos dos seus cláspes durante a copulação para transferir seu esperma (FITZPATRICK et al., 2012). Tais estruturas são projeções desenvolvidas das nadadeiras pélvicas, sendo sustentadas pelo esqueleto dessas nadadeiras. Em algumas raças, os cláspes possuem tecido erétil (OGINO et al., 2004; HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

A seleção sexual é uma das principais forças por trás da rápida evolução da morfologia genital masculina entre as espécies (KAHN, 2010) e alguns poucos estudos tem mostrado a preferência das fêmeas em relação a características morfométricas do tamanho do gonopódio em algumas espécies como, por exemplo, em *Gambusia affinis* (LANGERHANS et al., 2005) e em *Poecilia reticulata* (BROOKS; CAITHNESS 1995).

Não obstante, um estudo liderado por Kahn e colaboradores (2010) tem mostrado que fêmeas do peixe-mosquito oriental (*Gambusia holbrooki*, Poeciliidae) preferem associar-se com indivíduos machos que possuem maiores órgãos copulatórios. Os autores manipularam cirurgicamente os peixes machos do tipo selvagem de forma que apresentasse duas classes de animais com tamanhos diferentes de gonopódio, um grupo com o gonopódio menor ou igual a 20 mm e, outro grupo com gonopódio maior ou igual a 24mm e quantificaram o tempo gasto pela fêmea para associar-se com eles. Neste estudo foi observado que as fêmeas gastam significativamente mais tempo associando-se com machos que apresentam gonopódios maiores do que os que tiveram redução no tamanho do órgão, mostrando que a seleção sexual pré-copulatória pode desempenhar papel importante na rápida evolução da genitália dos peixes desse gênero *Gambusia* (KAHN, 2010).

Anfíbios

A fecundação interna tende a ser necessária se a cópula ocorrer fora da água, se houver desenvolvimento interno dos filhotes ou se os ovos são envolvidos por casca antes de sua deposição (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006). Nos anfíbios, mais precisamente nos anuros, a fecundação é externa, sendo, portanto desnecessária a presença de órgãos copulatórios. Nas salamandras a fecundação é interna, mas as genitálias externas ainda estão ausentes. Nesses animais, os dois sexos pressionam as cloacas uma contra a outra para a transferência de esperma, ou então o macho deposita pacotes de esperma que mais tarde serão recolhidos pela cloaca da fêmea (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006). Este pacote espermático consiste de uma estrutura acessória da reprodução dos caudatos, denominado espermatóforo (RUSSEL et al., 1981).

Em contrapartida, em anfíbios ápodos da ordem Gymnophiona, também conhecidas como cobras-cegas,

existe uma extensão eversível da cloaca durante a cópula para a fecundação interna. Essa extensão cloacal é referida como falodeu e é capaz de armazenar o fluido para o transporte do esperma, que constitui uma provável adaptação para o ambiente terrestre (WAKE, 1970; PARENT, 1989; JARED et al., 1999).

Répteis

O sucesso reprodutivo em populações pequenas ou em declínio pode maximizar a sobrevivência através da aquisição de algumas adaptações reprodutivas.

No grupo parafilético dos répteis, os animais desenvolveram dois tipos de órgãos copulatórios: o hemipênis e o pênis. O hemipênis consiste em um par de órgãos presente no interior de longos sacos que se abrem no exterior do corpo a cada lado da abertura cloacal (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006). Esta estrutura está presente nos lepidossauros, superordem dos répteis mais representativos dentro do clado, que inclui lagartos e serpentes (TOKARZ; SLOWINSKI, 1990). Os hemipênis frequentemente são constituídos de filamentos ou espinhos que maximizam a duração da penetração (MOYES; SCHULTE, 2010).

Na serpente *Phalotris concolor*, o hemipênis possui as faces sulcada, lateral e assulcada. Nesta mesma espécie são encontrados espinhos no lado sulcado (MOURA et al., 2013). Já em *Leptophis cupreus*, a presença de espinhos ocorre na região basal, que é dividida em cinco fileiras. Estes espinhos estão dispostos de forma irregular em vez de fileiras transversais (ALBUQUERQUE; McDIARMID, 2010).

Durante a cópula dos lepidossauros, um dos hemipênis é evertido e introduzido na cloaca da fêmea. A maioria dos outros répteis desenvolveu um pênis, que nesta classe é um órgão sulcado, localizado internamente no assoalho cloacal. Ele é quase que inteiramente composto por dois longos corpos esponjosos e vasculares, chamados corpos cavernosos. Uma glândula peniana reveste a extremidade do órgão (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

Diferentemente dos sáurios e ofídios, cujos órgãos copulatórios são em forma de cecos pares que podem ser desvaginados (KUKENTHAL; MATTHES, 1969), répteis crocodilianos e testudíneos apresentam formações maciças e ímpares necessária à cópula, estrutura que pode ser considerada homóloga ao pênis dos mamíferos (CARVALHO et al., 2010), sendo formada por um único corpo erétil vascular consistindo de uma malha de trabéculas feita de tecido conjuntivo (PORTO et al., 2013).

Carvalho e colaboradores (2010) estudando a morfologia dos órgãos genitais masculinos do jurará (*Kinosternon scorpioides*), uma pequena tartaruga da família Kinosternidae, mostraram que o pênis desta espécie é um órgão muscular ímpar, localizado no assoalho da cloaca, envolvido por uma delgada membrana que corresponde à bainha prepucial de

mamíferos, portanto, não sendo visível em estado de repouso. Curiosamente, apesar de serem semelhantes a outras estruturas como o das tartarugas do gênero *Chrysemys* (ASHLEY, 1969), e o do jabuti das patas vermelhas *Geochelone carbonaria* (CARVALHO et al., 2003), contrasta com os relatos de Baroudi (1970) que apontam nas tartarugas a presença no interior da cloaca de dois órgãos penianos, cujos corpos cavernosos se enchem de sangue, permitindo assim ereção e cópula. No entanto, de maneira geral a morfologia dos órgãos reprodutivos assemelha-se aos de outras tartarugas, sugerindo uma morfologia conservada entre elas (CARVALHO et al., 2010).

Répteis crocodilianos utilizam um órgão intromitente especializado para a cópula que também é chamado de pênis (CABRERA; GARCIA, 2004; CABRERA et al., 2007) ou falo (MOORE et al., 2012) que, como dito anteriormente, acredita-se ser homólogo ao pênis dos mamíferos. No entanto, apesar dos tecidos que formam ambos os órgãos copulatórios dos mamíferos e crocodilianos se desenvolverem a partir de um tubérculo genital na região da cloaca sugerindo homologia (SEIFERT et al., 2009), o aspecto filogenético mais recente da linhagem dos amniotas coloca os arcossauros como grupo irmão dos Rhynchocephalia (grupo com ausência de pênis ou que possuem hemipênis laterais) (LYSON et al., 2012; CRAWFORD et al., 2012), o que sugere um pênis que poderia ter evoluído de forma independente em mamíferos e arcossauros (KELLY, 2013).

A análise da anatomia peniana e da função erétil do crocodilo americano (*Alligator mississippiensis*) através da dissecação pélvica e cloacal de crocodilos machos sexualmente maduros mostrou que a secção do eixo proximal do pênis contém tecidos colagenosos densos, cuja forma não se altera significativamente quando o fluido é adicionado ao espaço vascular (KELLY, 2013). A grande quantidade de colágeno na parede e no espaço central do pênis enrijece a estrutura para que possa ser simplesmente evertida para a cópula e rapidamente recolhida após o término do ato. Logo, como nesses animais há ausência de músculos para se inserirem diretamente no pênis, a eversão e a retração são produzidas de forma indireta. Assim, esses dados constatarem pelo menos duas evidências morfofuncionais importantes para esta espécie. A primeira é que o pênis do crocodilo americano é altamente colagenoso, não inflando para a ereção como em outros animais; e, a segunda que o órgão é evertido para a cópula através de contrações musculares, funcionando de maneira que quando os músculos cloacais relaxam, o recolhimento elástico dos ramos do ligamento faz com que o pênis retorne à sua posição original no interior da cloaca.

Aves

As aves, de modo geral, são desprovidas de glândulas sexuais acessórias e de pênis (MORAIS et al., 2012). A cópula acontece pressionando as cloacas uma

contra a outra para a transferência do espermatozoide (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006; MOYES; SCHULTE, 2010). No entanto, alguns representantes como avestruzes, patos e gansos possuem um tipo de órgão copulatório espiralado, semelhante ao pênis, chamado falo ou pseudopênis (STURKIE, 1976; SOUSA, 2007; MORAIS et al., 2012).

Em emas, este órgão está localizado no fundo do proctódeo, na cloaca (LAKE, 1957). O falo do galo e de muitas outras aves é pequeno e não funciona como órgão para penetração (WAITES, 1970; SOUSA, 2007). No entanto, além dos galos, os perus também possuem este pequeno pênis na região ventral da cloaca, o qual fica erétil no momento da cópula (MORAIS et al., 2012). O sêmen é transferido para a fêmea pelo contato entre o falo rudimentar e a vagina evertida. Por outro lado, patos e gansos, possuem falo grandes e o acasalamento é realizado através da penetração (SOUSA, 2007).

Mamíferos

Nos mamíferos em geral, o pênis é o órgão copulatório presente em todas as infraclases, porém apresentando diferenças e peculiaridades para cada uma delas. Segundo Moyes e Schulte (2010), o pênis verdadeiro difere de outros órgãos copulatórios, pois é uma extensão direta do aparelho reprodutor do macho.

Em humanos, anatomicamente o pênis é cilíndrico e formado por três partes distintas identificadas como corpo, glândula e raiz. O corpo do pênis é composto de três massas cilíndricas de tecido, cada uma delas envolvida por tecido fibroso, a túnica albugínea. As duas massas dorsolaterais do corpo do pênis são chamadas de corpos cavernosos do pênis. A massa ventral média, menor e que contém a parte esponjosa da uretra e mantendo-a aberta para a ejaculação é o corpo esponjoso do pênis. A pele e uma camada subcutânea envolvem as três massas, formadas de tecido erétil. A glândula do pênis é a extremidade distal, levemente dilatada e globosa do corpo esponjoso do pênis. É onde a parte distal da uretra se expande com uma abertura terminal em forma de fenda, o óstio externo da uretra. Cobrindo a glândula, há um revestimento de tecido frouxo chamado prepúcio. Finalmente, na porção proximal do órgão ocorre a formação da raiz do pênis pelo bulbo do pênis, que é a continuação posterior expandida da base do corpo esponjoso, e os ramos laterais, que são as duas continuações separadas e afiladas dos corpos esponjosos (TORTORA; NIELSEN, 2013).

As funções primárias do pênis são micção, cópula e transferência de espermatozoide (RODRIGUEZ et al., 2011; SIMMONS; JONES, 2007; SUZUKI et al., 2003). As funções secundárias do pênis incluem a estimulação das fêmeas e o deslocamento do espermatozoide rival que é obtido por meio de especializações anatômicas, tais como a forma e comprimento do órgão, a presença de papilas (espinhos) e outros apêndices (RODRIGUEZ et al., 2011,

WILLIAMS-ASHMAN, 1990).

O pênis dos mamíferos monotremados (ornitorrincos, equidna) é semelhante ao dos répteis, exceto pelo fato de que o canal espermático está permanentemente separado da cloaca. Nos mamíferos metatérios, que incluem todos os marsupiais como cangurus, gambás e coalas, bem como ainda nos monotremados, a glândula peniana pode apresentar forma variada, sendo bifurcada para corresponder à vagina dividida nas fêmeas (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006; BARROS et al., 2013; NOGUEIRA et al., 2004).

Em mamíferos eutérios, como primatas não humanos, roedores, quirópteros e carnívoros em geral, o pênis pode ser enrijecido por uma estrutura óssea chamada báculo (HAMILTON, 1949), cuja estrutura é altamente variável, podendo ser pequena ou alongada (BURT, 1960; ROMER, 1962; DIXSON, 1998). Tipicamente o báculo consiste em uma haste ossificada na extremidade distal do corpo cavernoso e estende-se para a glândula. Esta estrutura aumenta durante a puberdade e é estimulada pela testosterona.

Várias hipóteses têm sido formuladas para explicar o surgimento do báculo. Alguns autores têm sugerido que o báculo surgiu como um subproduto da seleção indireta e pleiotropia (BURT, 1960; MAYR, 1963), mas que em contrapartida, os custos energéticos para o crescimento e manutenção dessa estrutura, bem como os riscos de infecção, fratura ou ruptura (SANDERSON, 1950; BOLTON, et al., 1996; KIERDORF, 1996), sugerem que o osso no pênis é uma característica adaptativa (LARIVIÈRE; FERGUSON, 2002).

Um báculo alongado poderia estar diretamente relacionado ao comportamento de cópula prolongada em primatas e carnívoros, além da indução à ovulação, que por sua vez aumentaria a probabilidade de uma fertilização bem sucedida (GREENWALD, 1956; LONG; FRANK, 1968; LARIVIÈRE; FERGUSON, 2002). Além disso, o báculo permite ao macho penetrar a fêmea antes do pênis ficar ereto. Após a penetração, o pênis incha, bloqueando a vagina para maximizar a probabilidade de sucesso na transferência dos espermatozoides (MOYES; SCHULTE, 2010).

Vários estudos têm estabelecido conexões entre a variação na morfologia genital e o sucesso de fertilização masculina, bem como têm confirmado as associações preditas entre a complexidade da genitália e padrões de acasalamento entre espécies (HOSKEN; STOCKLEY, 2004). De fato, evidências convincentes de diversos táxons animais indicam que a genitália masculina está muitas vezes dirigida pela seleção sexual pós-cópula de características que aumentam o sucesso relativo de fertilização de um macho (MAUTZ et al., 2013).

Dessa maneira, Stockley e colaboradores (2013) testaram a hipótese de que a morfologia do báculo de camundongos comuns (*Mus musculus domesticus*) prediz o sucesso reprodutivo dos machos. Utilizando quatro populações desses animais, os autores observaram que

o tamanho do báculo explica a variação significativa no sucesso reprodutivo dos camundongos machos em condições competitivas. Depois de analisar algumas variáveis dos animais como o tamanho do corpo e outras características reprodutivas, a largura do báculo foi a variável que predisse tanto o número médio de filhotes desejados por ninhada como também o número total da prole desejada, independentemente de outras características-chave ligadas à habilidade competitiva como, por exemplo, a massa corporal, a massa dos testículos, a massa da vesícula seminal e a massa da glândula prepucial, sendo este o primeiro registro a confirmar experimentalmente a hipótese de que a diversidade evolutiva da forma do báculo é impulsionada pela seleção sexual.

Estudos morfológicos dos órgãos genitais masculinos do guaxinim (*Procyon cancrivorus*) observaram uma genitália semelhante a dos cães e gatos em relação à presença do osso no pênis. No entanto, diferente destes por possuir glândula em formato de alêve, sendo a única estrutura anatômica diferente dos carnívoros domésticos (MARTUCCI et al., 2011).

Em roedores, a morfologia peniana de três espécies de tuco-tucos brasileiros, *Ctenomys torquatus*, *C. minutus* e *C. flamarioni* (Ctenomyidae), apresenta diferenças significativas na morfologia do báculo. Enquanto *C. minutus* apresenta um báculo característico com uma ponta em forma de V, o báculo de *C. flamarioni* é fino ao longo do osso, com as pontas proximal e distal arredondadas, ao passo que *C. torquatus* apresenta um báculo mais curto e largo (ROCHA-BARBOSA et al., 2013). Análises da microestrutura na superfície da glândula do pênis destas espécies revelaram diferenças interespecíficas com espinhos penianos variando em forma, tamanho e, especialmente, em densidade. De forma distinta, *C. torquatus*, apresenta um pênis relativamente pequeno, que exibe uma maior densidade de espinhos penianos em relação às outras espécies, o que indica uma ornamentação peniana exclusiva e complexa nesta espécie (ROCHA-BARBOSA et al., 2013).

Borges e colaboradores (2013) em um estudo sobre a morfologia e topografia dos órgãos genitais masculinos externos da paca (*Cuniculus paca*) observaram que, macroscopicamente, o pênis apresentou uma curvatura caudal peniana em forma de “S” invertido, de maneira que sua parte apical se voltou caudalmente, terminando na glândula. Esta, por sua vez, se transformava numa lâmina óssea de margens espiculadas, dorsalmente ao corpo esponjoso e à uretra, logo abaixo do prepúcio. Além disso, os autores ainda ressaltaram que foi possível detectar a presença do báculo. Neste roedor, a formação óssea estava em continuação ao corpo cavernoso do pênis, disposto dorsalmente à glândula, como descrito em trabalhos anteriores com ratos (GRIFFITH; FARRIS, 1942). No entanto, tal estrutura apresentou bordas com formação de espículas queratinizadas de variados tamanhos,

contrastando com os dados obtidos para a cutia (*Dasyprocta* sp.) (CAVALCANTI-FILHO et al., 1996; MENEZES et al., 2003).

Em bovinos, o pênis possui um ligamento característico, denominado ligamento apical (EURIDES et al., 2009), que é uma estrutura espessa constituída de fibras colágenas que se origina na túnica albugínea distal à flexura sigmoide e estende-se dorsalmente no corpo cavernoso do pênis, inserindo-se na túnica albugínea caudalmente à coroa da glândula (ASHDOWN; SMITH, 1969; MOBINI; WALKER, 1983; SCHALLER, 1999; CARDOSO et al., 2010). Tal estrutura tem a função de sustentar e manter a porção distal do pênis ereta no momento da cópula, impedir desvios do pênis e ajustar o desvio fisiológico em espiral (ASHDOWN; PEARSON, 1971; MOBINI; WALKER, 1983; CARDOSO et al., 2010), bem como o deslocamento do óstio externo da uretra, permitindo melhor distribuição do sêmen na genitália feminina (FITZGERALD, 1963; CARDOSO et al., 2010).

Em humanos, um estudo conduzido por Mautz et al. (2012) mostrou que a atratividade masculina é influenciada pelo tamanho do pênis, quando em interação com a forma e altura corporais. O estudo foi conduzido com base na avaliação de participantes do sexo feminino, que eram submetidas a visualizações de imagens em tamanho real projetadas em uma parede a uma distância de 6,5 metros.

Neste estudo, os pesquisadores observaram que as imagens que possuíram pênis maiores juntamente com maior altura corporal apresentaram efeitos positivos quase equivalentes sobre atratividade masculina. Com base nisso, os resultados deste estudo apoiam a hipótese de que a escolha de parceiros por parte do sexo feminino poderia ter levado a evolução de pênis maiores em seres humanos, mostrando que a seleção sexual pré-cópula pode desempenhar um papel importante na evolução das características genitais (MAUTZ et al., 2013).

2. Considerações finais

A reprodução assexuada é eficiente porque não requer acasalamento. No entanto, não produz o nível de diversidade genética alcançada pela reprodução sexuada. Assim, como a diversidade genética compreende a matéria-prima que possibilita à seleção natural originar adaptações em resposta a mudanças ambientais, a perda dessa diversidade pode ser desvantajosa para espécies que vivem em ambientes de mudança (SADAVA et al., 2009).

Decorrente desta condição, diversas modificações morfológicas se mostraram resultantes de adaptações evolutivas ao ambiente e às condições que ele oferece. Do ponto de vista reprodutivo, os organismos machos premiados pela seleção sexual estabeleceram notáveis adaptações relacionadas ao órgão copulatório. De modo semelhante, processos de especiação mobilizam mudanças morfológicas decorrentes de pressões

ambientais, competição por acesso às fêmeas ou deriva genética, culminando em alguns casos com o isolamento reprodutivo mecânico das espécies. Concomitantemente, as modificações nestes órgãos são acompanhadas evolutivamente por alterações adaptativas no trato reprodutivo feminino. De fato, acumulam-se evidências de coevolução entre a morfologia masculina e feminina, resultante de conflito sexual nas taxas de acasalamento (HOSKEN; STOCKLEY, 2004).

O advento de novas estruturas ou mesmo modificações no aparato genital externo masculino pode trazer custos para as fêmeas. Nisso, alguns estudos com invertebrados trazem evidências de que custos reprodutivos para fêmeas podem resultar em danos à genitália feminina pela ação da genitália masculina durante a cópula. (CRUDGINGTON; SIVA-JOTHY, 2000). Segundo Hosken e Stockley (2004), as fêmeas podem aumentar o investimento na reprodução atual, maximizando assim o sucesso reprodutivo de seu companheiro mais recente, se percebem os danos genitais como uma ameaça à sua sobrevivência futura.

Embora na maior parte dos casos as estruturas copulatórias sejam filogeneticamente compartilhadas, o fato de nem todos os representantes de um determinado grupo apresentarem órgãos copulatórios demonstra a possibilidade de surgimento independente destas estruturas. Em Amniotas, por exemplo, onde a fertilização interna consiste em sinapomorfia, a maioria das aves e os répteis da família Sphenodontidae são desprovidos de órgãos copulatórios, sendo a transferência de espermatozoides realizada por aposição cloacal (PORTO et al., 2013). Sendo assim, o advento destas estruturas está mais relacionado ao tipo de reprodução do que ao fato dele ser um grupo filogeneticamente mais primitivo ou mais derivado.

Obviamente, os processos de diferenciação nas estruturas reprodutivas masculinas são variáveis em diferentes escalas filogenéticas e devido às inúmeras peculiaridades espécie-específicas não podem ser explorados com sua máxima abrangência. Entretanto, os aspectos comparativos aqui abordados em grandes grupos de vertebrados permitem uma visão ampla das adaptações do órgão copulatório masculino e suas interfaces com o sucesso reprodutivo e a evolução das espécies.

3. Referências Bibliográficas

- ALBUQUERQUE, N. R.; McDIARMID, R. W. Redescription of *Leptophis cupreus* (Cope) (Serpentes, Colubridae), a rare South American colubrine snake. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 50, p. 375-384, 2010.
- ANDRADE, A.B.; MACHADO, L.F.; HOSTIM-SILVA, M.; BARREIROS, J.P. Reproductive biology of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (LOWE, 1834). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, p. 373-381, 2003.
- ASHDOWN, R.R.; PEARSON, H. The functional significance of the dorsal apical ligament of the bovine penis. **Research in Veterinary Science**, v. 12, p. 183-184, 1971.
- ASHDOWN, R.R.; SMITH, J.A. The anatomy of the corpus cavernosum penis of the bull and its relationship to spiral deviation of the penis. **Journal of Anatomy**, v. 104, p. 153-159, 1969.
- BARROS, M.A.; MARTINS, J.F.P.; SAMOTO, V.Y.; OLIVEIRA, V.C.; GONÇALVES, N.; MAÇANARES, C.A.F.; VIDANE, A.; CARVALHO, A.F.; AMBRÓSIO, C.E.; MIGLINO, M.A. Marsupial morphology of reproduction: south america opossum male model. **Microscopy Research and Technique**, v. 76, p. 388-397, 2013.
- BOLTON, L.A.; CAMBY, D.; BOOMKER, J. Aberrant migration of ancylostoma caninum to the os penis of a dog. **Journal of the South African Veterinary Association**, v. 67, p. 161-162, 1996.
- BORGES, E.M.; BRANCO, E.; LIMA, A.R.; LEAL, L.M.; MARTINS, L.L.; REIS, A.C.G.; CRUZ, C.; MACHADO, M.R.F.; MIGLINO, M.A. morfologia e topografia dos órgãos genitais masculinos externos da paca (*Cuniculus paca* Linnaeus, 1766). **biotemas**, v. 26, p. 209-220, 2013.
- BROOKS, R.; CAITHNESS, N. Female choice in a feral guppy population: are there multiple cues? **Animal Behaviour**, v. 50, p. 301-307, 1995.
- BURT, W.H. Bacula of North American mammals. **Miscellaneous publications / University of Michigan, Museum of Zoology**, vol. 113, p. 1-75, 1960.
- CABRERA, F.J.; GARCIA, C.G. Anatomical characteristics of the male genital tract of the caiman *Crocodilus crocodilus*. **Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Central de Venezuela**, v. 45, p. 55-63, 2004.
- CABRERA, F.J.; GARCIA, C.G.; GONZALEZ-VERA, M.A.; ROSSINI, M. Histological characteristic of the masculine genital system of the spectacled cayman (caiman *Crocodilus crocodilus*). **Revista Científica Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad del Zulia**, v. 17, p. 123-130, 2007.
- CARDOSO, J.R.; EURIDES, D.; MOREIRA, P.C.; MENDONÇA, A.C.; SILVA, L.A.F.; CARNEIRO-E-SILVA, F.O.; CRUZ, V.S. Morfologia e biometria do ligamento apical do pênis de touros da raça Girolando. **Ciência Rural**, v. 40, p. 1759-1764, 2010.
- CARVALHO R.C.; OLIVEIRA S.C.R.; BOMBONATO P.P.; OLIVEIRA A.S.; SOUSA A.L. Morfologia dos órgãos genitais masculinos do jurarã *kinosternon scorpionoides* (chelonio: kinosternidae). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 30, p. 289-294, 2010.
- CAVALCANTE FILHO, M.F.; CARVALHO, M.A.M.; MIGLINO, M.A. Estudo morfológico do pênis da cutia (*Dasypus agouti*). in: Congresso Brasileiro de Anatomia, 17, 1996, **Fortaleza. Anais...** Fortaleza: SBA, 1996. p. 94.
- CERIANI, S.A.; WYNEKEN, J. Comparative morphology and sex identification of the reproductive system in formalin-preserved sea turtle specimens. **Zoology**, v. 111, p. 179-187, 2008.
- COSTA, D. S.; HENRY, M.; PAULA, T. A. R. Espermatogênese de catetos (*Tayassu tajacu*). **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 56, n. 1, p. 46-51, 2004.
- COSTA, D.S.; PAULA, T.A.R.; MATTIA, S.L.P. Cat, cougar, and jaguar spermatogenesis: a comparative analysis. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, p. 725-731, 2006.
- CRAWFORD, N.G.; FAIRCLOTH, B.C.; MCCORMACK, J.E.; BRUMFIELD, R.T.; WINKER, K.; GLENN, T.C. More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. **Biology letters**, v. 8, p. 783-786, 2012.
- CRUDGINGTON, H.S.; SIVA-JOTHY, M.T. Genital damage, kicking and early death. **Nature**, v. 407, p. 655-656, 2000.
- CRUZ-LANDIM, C.; ABDALLA, F.C.; CRUZ-HÖFLING, M.A. Morphological study of the spermatogenesis in the teleost *Piaractus mesopotamicus*. **Biocell**, v. 27, p. 319-328, 2003.
- DALLAI, R.; GOTTARDO, M.; MERCATI, D.; MACHIDA, R.; MASHIMO, Y.; MATSUMURA, Y.; RAFAEL, J.A.; BEUTEL, R.G. Comparative morphology of spermatozoa and reproductive systems of zorapteran species from different world regions (Insecta, Zoraptera). **Arthropod Structure & Development** p.1-13, 2014.
- DIXSON, A.F. Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes and human beings. Oxford University Press, 1998.
- DIXSON, A.F.; ANDERSON, M.J. Sexual behavior, reproductive physiology and sperm competition in male mammals. **Physiology & Behaviour**, v. 83, p. 361-71, 2004.
- EURIDES, D.; SILVA, L.A.F.; DALECK, C.R.; FIORAVANTI, M.C.S.; GONÇALVES, G.F.; SILVA, O.C.; NADRI, A.B. Implante de cartilagem auricular autóloga no reparo de desvio de pênis de bovinos. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 29, p. 258-262, 2009.
- FERREIRA, A.; DOLDER, H. Sperm ultrastructure and spermatogenesis in the lizard, *Tropidurus itambere*. **Biocell**, v. 27, p. 353-362, 2003.
- FISHELSON, L.; GON, O.; HOLDENGREBER, V.; DELAREA, Y. Comparative morphology and cytology of the male sperm-transmission organs in viviparous species of clinid fishes (Clinidae: Teleostei, Perciformes).

- FITZGERALD, T.C. A study of the deviated penis of the bull. **Veterinary Medicine**, 915, p.130-138, 1963.
- FITZPATRICK, J.L.; KEMPSTER, R.M.; DALY-ENGEL, T.S.; COLLIN, S.P.; EVANS, J.P. Assessing the potential for post-copulatory sexual selection in elasmobranchs. **Journal of Fish Biology**, v. 80, p. 1095-8649, 2012.
- FONSECA, C.R. Sexo, plumas e parasitas. **Ciência Hoje**, v. 155, p. 26-35, 1999.
- FRANK, L.G. Sexual dimorphism in the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). **Journal of Zoology**, v. 221, p. 308-313, 1990.
- GLICKMAN, S.E.; CUNHA, G.R.; DREA, C.M.; CONLEY, A.J.; PLACE, N.J. Mammalian sexual differentiation: lessons from the spotted hyena. **Trends in Endocrinology and Metabolism**, v.17, p. 349-356, 2006.
- GOMENDIO, M.; HARCOURT, A.H.; ROLDAN, E.R.S. Sperm competition in mammals. In: Birkhead R., Møller A.P., (Eds.), **Sperm competition and sexual selection**. San Diego, Academic Press. p. 667-755, 1998.
- GREENWALD, G.S. The reproductive cycle of the field mouse, *Microtus californicus*. **Journal of Mammalogy**, v. 37, p. 213-222, 1956.
- GRIFFITH, J.Q.; FARRIS, E.J. **The rat in laboratory investigation**. Philadelphia, J.B. Lippincott, 1942.
- GWYNNE, D.T. The secondary copulatory organ in female ground weta (*Hemidrus pallitarsis*, Orthoptera: Anostomatidae): a sexually selected device in females? **Biological journal of the Linnean Society**, v. 85, p. 463-469, 2005.
- HAMILTON, W.J. JR. The bacula of some North American vespertilionid bats. **Journal of Mammalogy**, v. 30, p. 97-102, 1949.
- HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. **Análise da estrutura dos vertebrados**. Editora Atheneu, 2ª Edição, São Paulo, 2006.
- HOSKEN, D.J.; STOCKLEY, P. Sexual selection and genital evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, 87-93, 2004
- JARED, C.; NAVAS, C.A.; TOLEDO, R.C. An appreciation of the physiology and morphology of the Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 123, p. 313-328, 1999.
- KAHN, A.T.; MAUTZ, B.; JENNIONS, M.D. Females prefer to associate with males with longer intromittent organs in mosquitofish. **Biology Letters**, v. 6, p. 55-58, 2010.
- KAZANCIOĞLU, E. ALONZO, S.H. A comparative analysis of sex change in Labridae supports the size advantage hypothesis. **Evolution**, v. 64, 2254-2264, 2010.
- KELLY, D.A. Penile anatomy and hypotheses of erectile function in the american alligator (*Alligator mississippiensis*): muscular eversion and elastic retraction. **The Anatomical Record**, v. 296, p. 488-494, 2013.
- KELLY, D.A. The functional morphology of penile erection: tissue designs for increasing and maintaining stiffness. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, p. 216-221, 2002.
- KIERDORF, U. Verheilte baculum-fraktur bei einem iltis (*Mustela putorius* L.). **Zeitschrift für jagdwissenschaft**, v. 42, p. 308-310, 1996.
- KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. **Introdução à ecologia comportamental**. Editora Atheneu. São Paulo, 1996.
- KÜKENTAL, W.; MATTHES, E. 1969. **Guia de trabalhos práticos de zoologia**. 15ª ed., Atlântida Editora, Rio de Janeiro.
- LAKE, P.E. The male reproductive tract of the fowl. **Journal of Anatomy**, v. 91, p. 116-129, 1957.
- LANGERHANS, R.B.; LAYMAN, C.A.; DEWITT, T.J. Male genital size reflects a tradeoff between attracting mates and avoiding predators in two live-bearing fish species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, p. 7618-7623, 2005.
- LARIVIÈRE, S.; FERGUSON, S.H. On the evolution of the mammalian baculum: vaginal friction, prolonged intromission or induced ovulation? **Mammal Review**, v. 32, p. 283-294, 2002
- LONG, C.A.; FRANK, T. Morphometric variation and function in the baculum, with comments on correlation of parts. **Journal of Mammalogy**, v. 49, p. 32-43, 1968
- LYSON, T.R.; SPERLING, E.A.; HEIMBERG, A.M.; GAUTHIER, J.A.; KING, B.L.; PETERSON, K.J. Micronas support a turtle lizard clade. **Biology letters**, v. 8, p. 104-107, 2012.
- MARIAN, J.E.A.R. O enigma da “reação espermatofórica”: breve síntese do conhecimento sobre a estrutura e o funcionamento dos espermatóforos dos cefalópodes (mollusca: cephalopoda). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 51, p. 207-219, 2011.
- MARTUCCI, M.F.; MANÇANARES, C.A.; AMBRÓSIO, C.E.; FRANCIOLLI, A.L.R.; MIGLINO, M.A.; ROSA, R. A.; CARVALHO, A.F. Estudo morfológico dos órgãos genitais masculinos do guaxinim (*Procyon cancrivorus*). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 31, p. 1024-1030, 2011.
- MAUTZ, B.S.; WONG, B.B.M.; PETERS, R.A.; JENNIONS, M.D. Penis size interacts with body shape and height to influence male attractiveness. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 110, p. 6925-6930, 2013.
- MAYOR, P.; GUIMARÃES, D.A.; LÓPEZ, C. Functional morphology of the genital organs in the wild paca (*Cuniculus paca*) female. **Animal Reproduction Science**, v. 140, p. 206-215, 2013.
- MAYR, E. **Animal species and evolution**. Harvard University Press, Cambridge, 1963
- MENEZES, D.J.A.; CARVALHO, M.A.M.; ASSIS-NETO, A.C.; OLIVEIRA, M.F.; FARIAS, E.C.; MIGLINO, M.A.; MEDEIROS, G.X. Morfologia dos órgãos genitais externos do macho de cutia (*Dasyprocta aguti* Linnaeus, 1766). **Brazilian Journal Of Veterinary Research Animal Science**, v. 40, p. 148-153, 2003.
- MICHALUK, P.; RAMÍREZ, J.M. Evolutionary morphology of the male reproductive system, spermatozoa and seminal fluid of spiders (Araneae, Arachnida) and current knowledge and future directions. **Arthropod Structure & Development**, v. 43, p. 291-322, 2014.
- MOBINI, S.; WALKER, D.F. Deviation of the penis in the bull. **Compendium on Continuing for the Practicing Veterinarian**, v. 5, p. 280-284, 1983.
- MOORE, B.C.; MATHAVAN, K.; GUILLETTE JR, L.J. Morphology and histochemistry of juvenile male american alligator (*Alligator mississippiensis*) phallus. **The Anatomical Record**, v. 295, p. 328-337, 2012.
- MORAIS, D.B.; BARROS, M.S.; PAULA, T.A.R.; FREITAS, M.B.D.; GOMES, M.L.M.; MATTA, S.L.P. Evaluation of the cell population of the seminiferous epithelium and spermatid indexes of the bat *Sturmira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae). **PLOS one**. In Press, 2014.
- MORAIS, M.R.P.T.; VELHO, A.L.M.C.S.; DANTAS, S.E.S.; FONTENELE-NETO, J.D. Morfofisiologia da reprodução das aves: desenvolvimento embrionário, anatomia e histologia do sistema reprodutor. **Acta Veterinaria Brasilica**, v. 6, p. 165-176, 2012.
- MOURA, M.R.; COSTA, H.C.; PIRANI, R.M. Rediscovery of *Phalotris concolor* (Serpentes: Dipsadidae: Elapomorhini). **Zoologia**, v. 30, p. 430-436, 2013.
- MOYER, J.T.; NAKAZONO, A. Protandrous hermaphroditism in six species of the anemonefish genus *Amphiprion* in japan. **Japaneses Journal of Ichthyology**, v. 25, p. 101-106, 1978.
- MOYES, C.D.; SCHULTE, P.M. **Princípios de Fisiologia Animal**. 2ª Edição. Porto Alegre, Artmed, 2010.
- NEAVES, W.B. Sexual dimorphism of the phallus in spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). **J. Reprod. fertil.** v. 59, p. 509-513, 1980.
- NELSON, J.S. **Fishes of the world**. 4 ed. John Willey & Sons, New Jersey, 2006.
- NOGUEIRA, J.C.; CASTRO, A.C.S.; CÂMARA, E.V.C.; CÂMARA, G.O. Morphology of the male genital system of *Chironectes minimus* and comparison to other didelphid marsupials. **Journal of Mammalogy**, v. 85, p. 834-841, 2004.
- OGINO, Y.; KATOH, H.; YAMADA, G. Androgen dependent development of a modified anal fin, gonopodium, as a model to understand the mechanism of secondary sexual character expression in vertebrates. **FEBS Letters**, v. 575, p. 119-126, 2004.
- OKUZAKI, Y.; SOTA, T. How the length of genital parts affects copulation performance in a carabid beetle: implications for correlated genital evolution between the sexes. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 27, p. 565-574, 2014.
- PARENT, J.P. **Quelques problemes actuels de l'évolution des amphibiens**. **Evolution Biologique**. Paris, Ed. Boube'e, 1989.
- PARKER, G.A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. **Biology Review**, v. 45, p. 525-567, 1970.
- PEIXOTO, J.V.; PAULA, T.A.R.; BALARINI, M.K.; MATTA, S.L.P. ; SANTOS, J.A.D. ; LIMA, C.B. ; PEIXOTO, G.V. Morphofunctional evaluation of the testicle and the spermatogenic process of adult white-eyed parakeets (*Aratinga leucophthalma* Muller, 1776) during the different seasons of the year. **Anatomia, Histologia, Embryologia**, v. 41, p. 248-255, 2012.
- PORTO, M.; OLIVEIRA, M.A.; PISSINATTI, L.; RODRIGUES, R.L.; ROJAS-MOSCOSO, J.A.; COGO, J.C.; METZE, K.; ANTUNES, E.; NAHOUM, C.; MÓNICA, F.Z.; DE NUCCI, G. The evolutionary implications of hemipenial morphology of rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Laurent, 1768) (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). **PLOS One**, v. 8, p. 1-8, 2013.
- ROCHA-BARBOSA, O.; BERNARDO, J. S. L.; LOGUERCIO, M. F. C.; FREITAS, T. R. O.; SANTOS-MALLET, J. R.; BIDAÚ, C. J. Penial morphology in three species of Brazilian Tuco-tucos, *Ctenomys torquatus*, *C. minutus*, and *C. flamarioni* (Rodentia: Ctenomyidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 73, p. 201-209, 2013.
- RODRIGUES, L.P.; QUEROL, E.; BRACCINI, M.C. Descrição morfo-histológica

- (Teleostei, Characidae), em seus diferentes estádios de desenvolvimento, na Bacia do Rio Uruguai Médio, Uruguiana, RS. **Biodiversidade Pampeana**, v. 3, p. 11-18, 2005.
- RODRIGUEZ, JR.; E.; WEISS, D.A.; YANG, J.H.; MENSHENINA, J.; FERRETTI, M.; CUNHA, T.J.; BARCELLOS, D.; CHAN, L.Y. RISBRIDGER, G.; CUNHA, G.R.; BASKIN, L.S. New insights on the morphology of adult mouse penis. **Biology of Reproduction**, v. 85, p. 1216-1221, 2011.
- ROMER AS. **The vertebrate body**. 3rd ed. Philadelphia: Saunders; 1962.
- RUSSEL, L.D.; BRANDON, R.A.; ZALISKO, E.J.; MARTAN, J. Spermatophores of the salamander *Ambystoma texanum*. **Tissue & Cell**, v. 13, p. 609-621, 1981.
- SABIROV, R.M.; GOLIKOV, A.V.; NIGMATULLIN, CH.M.; LUBIN, P.A. Structure of the reproductive system and hectocotylus in males of lesser flying squid *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda: Ommastrephidae). **Journal of Natural History**, v. 46, p. 1761-1778, 2012.
- SADAVA, D.; HELLER, H.C.; ORIAN, G.H.; PURVES, W.K.; HILLIS, D.M. **Vida: a ciência da biologia**. São Paulo, Ed. Artmed. 2009.
- SANDERSON, G.C. () Methods of measuring productivity in raccoons. **Journal of Zoology**, v. 14, p. 389-402, 1950.
- SCHALLER, O. **Nomenclatura anatômica veterinária ilustrada**. São Paulo, Manole, 1999.
- SEIFERT, A.W.; YAMAGUCHI, T.; COHN, M.J. Functional and phylogenetic analysis shows that FGF8 is a marker of genital induction in mammals but is not required for external genital development. **Development**, v. 136, p. 2643-2651, 2009.
- SHIBUKAWA, K.; TRAN, D.D.; TRAN, L.X. *Phallostethus cuulong*, a new species of priapiumfish (Actinopterygii: Atheriniformes: Phallostethidae) from the Vietnamese Mekong. **Zootaxa**, v. 3363, p. 45-51, 2012.
- SIMMONS, M.N.; JONES, J.S. Male genital morphology and function: an evolutionary perspective. **Journal of Urology**, v. 177, p. 1625-1631, 2007.
- SOUZA, J.A. **Morfologia dos órgãos reprodutores masculinos da ema** (*Rhea americana americana*). [Dissertação de Mestrado]. São Paulo, 2007.
- STOCKLEY, P.; RAMM, S.A.; SHERBORNE, A.L.; THOM, M.D.F.; PATERSON, S.; HURST, J.L. Baculum morphology predicts reproductive success of male house mice under sexual selection. **BMC Biology**, v. 11, p. 1-6, 2013.
- STURKIE, P.D. **Reproduction in the male, fertilization, and early embryonic development, in avian physiology**. 3ª. Ed. New York, Springer Verlage, 1976.
- SUZUKI, K.; BACHILLER, D.; CHEN, Y.P.; KAMIKAWA, M.; OGI, H.; HARAGUCHI, R.; OGINO, Y.; MINAMI, Y.; MISHINA, Y.; AHN, K.; CRENSHAW, E.B. III; YAMADA, G. Regulation of outgrowth and apoptosis for the terminal appendage: external genitalia development by concerted actions of BMP signaling. **Development**, v. 130, p. 6209-6220, 2003.
- SWIATEK, P.; URBISZ, A. Z.; STRUZYNSKI, W.; PŁACHNO, B.J.; BIELECKI, A.; CIOS, S.; SALONEN, E.; KLAG, J. Ovary architecture of two branchiobdellid species and *Acanthobdella peledina* (Annelida, Clitellata). **Zoologischer Anzeiger**, v. 25, p. 171-82, 2012.
- THOMPSON, J.T.; VOIGHT, J.R. Erectile tissue in an invertebrate animal: the octopus copulatory organ. **Journal of Zoology**, v. 261, p. 101-108, 2003.
- TOKARZ, R.R.; SLOWNISKI, J.B. Alternation of hemipenis use as a behavioural means of increasing sperm transfer in the lizard *Anolis sagrei*. **Animal Behaviour**, v. 40, p. 374-379, 1990.
- TORTORA, J.; NIELSEN, M.T. **Princípios de Anatomia Humana**. Rio de Janeiro, Ed. Guanabara Koogan, 12ª edição, 2013.
- WAAGE, J.K. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. **Science**, v. 203, p. 916-918, 1979.
- WAHAB, N.A.; MOKHTAR, N.M.; HALIM, W.N.H.A.; DAS, S. The effect of eurycoma longifolia jack on spermatogenesis in estrogen-treated rats. **Clinics**, v. 65, p. 93-8, 2010.
- WAKE M.H. Evolutionary morphology of the caecilian urogenital system. II. The kidneys and urogenital ducts. **Acta Anatomica**, v. 75, p. 321-58, 1970.
- WATIES, G.M.H. **Temperature regulation and the testis**. New York, Academic Press, 1970.
- WILLIAMS-ASHMAN, H.G. Enigmatic features of penile development and functions. **Perspectives in Biology and Medicine**, v. 33, p. 335-374, 1990.
- YAMADA, G.; SUZUKI, K.; HARAGUCHI, R.; MIYAGAWA, S.; SATOH, Y.; KAMIMURA, M.; NAKAGATA, N.; KATAOKA, H.; KUROIWA, A.; CHEN, Y. Molecular genetic cascades for external genitalia formation: an emerging organogenesis program. **Developmental Dynamics**, v. 235, p. 1738-1752, 2006.
- YASSIN, A.; ORGOGOZO, V. Coevolution between male and female genitalia in the *Drosophila melanogaster* species subgroup. **Plos one**. v. 8, p. 1-12, 2013.